Überreicht vom Verfasser.

581
F56g

Geotropische Untersuchungen.

Vorläufige Mitteilung

von

Hans Fitting.

Sonderabdruck aus den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft,
Jahrgang 1904, Band XXII, Heft 7.

BIOLOGY

BERLIN,
GEBRÜDER BORNTRÆGER,
1904.

581
F56g

Sonderabdruck aus den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft.

Jahrgang 1904, Band XXII, Heft 7.

254p22 LAP

Berichtigung.

S. 365 Zeile 8 von oben lies vergrössern statt verkleinern.
S. 367 „ 4 „ „ „ grösser „ kleiner.
S. 367 „ 9 „ „ „ streiche um weniger als.
S. 369 „ 19 „ „ „ schalte ein hinter Ruhepausen: zu den Reizzeiten.

REMOTE STORAGE

54. Hans Fitting: Geotropische Untersuchungen.

(Vorläufige Mitteilung.)

Eingegangen am 24. Juli 1904.

Obwohl die geotropischen Vorgänge in älterer und neuerer Zeit zu einer grösseren Zahl von experimentellen Untersuchungen Anlass gegeben haben, als irgend welche anderen Reizerscheinungen, so gibt es doch bis zum heutigen Tage in unseren Kenntnissen dieses Reizprozesses noch eine ganze Anzahl wichtiger Lücken. Man hat wohl versucht, durch theoretische Erwägungen oder durch Analogieschlüsse nach anderen Reizerscheinungen, über deren Berechtigung man streiten könnte, sich über einige von ihnen hinwegzuhelfen; sie wirklich auszufüllen, muss aber doch eingehendster experimenteller Forschung vorbehalten bleiben. Ich habe versucht, durch grössere Versuchsreihen in eine Anzahl der noch offenen Fragen Einsicht zu gewinnen, namentlich in solche, die sich auf die geotropische Empfindlichkeit beziehen und deren Lösung mir in Anbetracht der neueren Spekulationen über die geotropischen Perceptionsvorgänge besonders wünschenswert erschien. Über einen Teil meiner Ergebnisse möchte ich im folgenden einen vorläufigen Bericht erstatten.

Meinen Untersuchungen, die sich zunächst nur auf orthotrope Pflanzenorgane beziehen, dienten vornehmlich zwei Methoden, erstens eine neue Methode der Klinostatendrehung, zweitens die Methode der intermittierenden Reizung. Während die bisher gebräuchlichen Methoden der Klinostatendrehung darauf ausgehen, die Schwerkraftwirkung bei der Rotation möglichst vollkommen auszuschliessen, indem alle Seiten der rotierenden Pflanzen gleichmässig der Schwerewirkung ausgesetzt werden, hat die meinige gerade zum Ziele, die Schwerkraftwirkung durch ungleichmässige Beeinflussung verschiedener Seiten in bestimmter Weise zur Geltung zu bringen, und zwar nicht etwa durch eine ungleichmässige Rotation, sondern dadurch,

P 45836

dass die rotierenden Pflanzen bei der völlig gleichmässigen Umdrehung der Achse des Uhrwerkes während der Rotation ihren Ablenkungswinkel aus der normalen Ruhelage ändern. Dies lässt sich sehr einfach dadurch erreichen, dass man die Achse des Klinostaten nicht horizontal, sondern schräg stellt und die Versuchspflanzen nicht senkrecht zu der Achse und auch nicht in ihrer Verlängerung, sondern unter einem spitzen oder stumpfen Winkel an der Achse befestigt. Die Pflanzen rotieren alsdann in einem Kegelmantel, dessen Achse gegen die Horizontale geneigt ist. Diese Methode erlaubt es, alle beliebigen Ablenkungswinkel aus der normalen Ruhelage bei der Rotation zu kombinieren. Man braucht dazu nur die Klinostatenachse um einen Winkel gegen die Horizontale zu senken oder zu heben, der gleich ist der halben Summe derjenigen Winkel, welche die gewünschten Stellungen mit der Horizontalen bilden und das Kulturgefäss so an der Achse zu befestigen, dass die Versuchspflanzen die eine der gewünschten Stellungen einnehmen. Bei der Berechnung der halben Winkelsumme sind solche Ablenkungswinkel, die von der Horizontalen nach oben abweichen, mit positivem, die nach unten abweichenden mit negativem Vorzeichen zu versehen. Es muss fast seltsam erscheinen, dass diese einfache Methode, die sich bei meinen Untersuchungen als sehr fruchtbar erwiesen hat und die, wie ich glaube, auch künftighin bei manchen Fragen nutzbringend angewendet werden kann, bisher niemals in zielbewusster Weise zur Lösung geotropischer Probleme herangezogen worden ist. — Die Methode der intermittierenden Reizung habe ich durch die Konstruktion eines vielseitig verwendbaren Apparates für geotropische Zwecke nutzbar zu machen gesucht. Der intermittierende Klinostat, den F. DARWIN beschrieben hat, genügt nur geringen Ansprüchen. Mein intermittierender Apparat, den ich von Herrn Universitätsmechaniker ALBRECHT in Tübingen habe bauen lassen und dessen Beschreibung und dessen Gebrauchsanweisung ich in meiner ausführlichen Arbeit geben werde, bildet ein Zusatzstück zu dem bekannten PFEFFER'schen Klinostaten, dessen Achsen in denkbar einfachster Weise die Auslösung der intermittierenden Rotation besorgen. Er erlaubt es, zwei ganz beliebige Stellungen zum Horizonte bei der intermittierenden Reizung zu kombinieren, die Reizung in einer jeden der beiden beliebigen Stellungen während ganz beliebiger, gleicher oder auch beliebig ungleicher, Zeiten vorzunehmen, ohne jede Unterbrechung des Versuches jederzeit die intermittierende Drehung durch die gleichmässige Klinostatenrotation zu ersetzen, den Stoss beim Umschlagen von einer Stellung in die andere möglichst zu mildern, schliesslich auch die intermittierende Rotation mit horizontaler, schräger oder vertikaler Achse (etwa für heliotropische oder andere Versuche) anzuwenden. Dieser intermittierende Apparat (Preis 110 Mk.)

kann von Herrn ALBRECHT leicht an jedem beliebigen PFEFFER'schen Klinostaten angebracht werden.

Mit diesen beiden Methoden ist es zunächst leicht, die viel diskutierte und keineswegs einwandfrei gelöste Frage nach der optimalen geotropischen Reizlage in exakter Weise endgültig zu entscheiden. Ich kombinierte an der gleichmässig und an der intermittierend rotierenden Achse des Klinostaten einmal solche Stellungen, die gleiche Winkel mit der Horizontalen bilden, sodann solche, die ungleiche Winkel mit ihr einschliessen. Der Erfolg lehrte, dass stets die Horizontallage die optimale Reizlage ist und dass gleiche Ablenkungswinkel unterhalb und oberhalb der Horizontalen die gleiche krümmende Wirkung haben, auch bei solchen Objekten, bei denen von anderer Seite mit Bestimmtheit ein anderer Ablenkungswinkel als optimal für die Reizwirkung bezeichnet wurde. Die Gründe, dass so viele Forscher andere Ergebnisse erzielt haben, sind, wie ich zeigen werde, zumeist in der Unzulänglichkeit ihrer Untersuchungsmethoden zu suchen. Das gilt auch von denen CZAPEK's: Als ich z. B. seinen Angaben entsprechend, Pflanzen, die zunächst, während der Reizung, an der Ausführung einer Krümmung gehindert wurden, drei bis sechs Stunden lang unter 45°, 90° und 135° Neigung der Wirkung der Schwerkraft aussetzte, beobachtete ich im Gegensatze zu ihm stets, dass die Nachwirkung am Klinostaten bei allen Pflanzen die gleiche Intensität annahm und gleich schnell durch Autotropismus ausgeglichen wurde. Da ich keine Pflanze gefunden habe, bei der die optimale Reizlage nicht die Horizontale ist, so wird man schon jetzt die Frage aufwerfen müssen, ob nicht bei orthotropen Organen die enge Beziehung zwischen der Reaktionsintensität und der Grösse des Ablenkungswinkels aus der normalen und aus der inversen Ruhelage als eine allgemeine, im Wesen des geotropischen Reizprozesses tief begründete Gesetzmässigkeit betrachtet werden muss.

War einmal mit Sicherheit erwiesen, dass die geotropische Reizung bei gleichen Ablenkungswinkeln unterhalb und oberhalb der Horizontalen gleiche, bei ungleichen ungleiche krümmende Wirkung hat, so liess sich mit meinem intermittierenden Klinostaten auch die Frage lösen, in welchem Verhältnisse die krümmenden Wirkungen der Reizungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln zu einander stehen. Sind die Ablenkungswinkel aus der normalen oder inversen Ruhelage gleich und die Expositionszeiten gleich, so unterbleibt an einer Pflanze, die auf dem intermittierenden Klinostaten von genau entgegengesetzten Seiten gereizt wird, jede Krümmung. Sind dagegen bei gleicher Reizdauer die Winkel ungleich, so erfolgt eine Reaktion im Sinne der begünstigten Stellung. Sie kann aber in diesem Falle dadurch verhütet werden, dass man die Zeitdauer der beiden Reizungen

verschieden wählt. Das Verhältnis dieser Expositionszeiten, das nach meinen Beobachtungen mit der beliebigen Variation der einen dieser beiden Zeiten durchaus konstant bleibt, gibt nun ein gewisses Mass für das relative Verhältnis der geotropischen Erregungen bei Reizung in verschiedenen Ablenkungswinkeln. Ich erhielt bei den Epikotylen von *Vicia Faba* folgende Werte:

Kombinierte Ablenkungswinkel aus der Ruhelage	90°:90°	60°:90°	45°:90°	15°:90°	0°:90°
Verhältnis der geotropischen Erregungen (nach dem empirischen Verhältnisse der Expositionszeiten)	1:1	0,869:1	0,714:1	0,2:1	—
Sinusverhältnis der Ablenkungswinkel	1:1	0,866:1	0,707:1	0,259:1	0:1

Wie man sieht, stimmt das Verhältnis der geotropischen Erregungen mit dem Verhältnisse der Sinus namentlich für grössere Winkel mit überraschender Genauigkeit überein. Damit wäre also die entsprechende, aber durch keinerlei einwandfreie Versuche gestützte Vermutung von SACHS experimentell als richtig erwiesen. Bei der angewendeten Methode wurde keine Rücksicht darauf genommen, dass die Erregungen in den Ruhepausen zwischen den Einzelreizungen möglicherweise zum Teil wieder abklingen. Doch dürfte dieser Fehler voraussichtlich nur klein sein. Würde man ihn berücksichtigen, so würden die Verhältniszahlen für die Ablenkungswinkel 60° und 45° wahrscheinlich noch genauer den Sinus der Winkel entsprechen, von 45° ab aber mit der Verkleinerung der Winkel im Vergleich zu deren Sinuswerten etwas schneller, als es die Tabelle zeigt, abnehmen. Aus dem Nachweise, dass die geotropische Erregung mit der Verkleinerung der Winkel in einer der Sinuskurve verhältnismässig ähnlichen Kurve abfällt, darf man natürlich nicht den Schluss ziehen, dass nur die auf der Längsachse des Sprosses rechtwinkelige Komponente der Schwere es ist, die für die Krümmung als wirksam in Betracht kommt. Denn tatsächlich wirkt die Schwerkraft auf den Spross immer mit durchaus gleicher Intensität, wie weit er auch aus der Ruhelage abgelenkt werden mag. Lediglich in den Beziehungen der Reizzustände, die in der Pflanze durch die verschiedene Grösse der Ablenkung geschaffen sind, wird eine Erklärung dieser Tatsache zu suchen sein. Einem für viele Reizerscheinungen gültigen Gesetze würde es entsprechen, dass die Unterschiede zwischen zwei geotropischen Reizzuständen, die in kleinen Ablenkungswinkeln ausgelöst worden sind, durch Vergleichung intensiver empfunden werden als die zwischen zwei Reizzuständen, die in grossen Ablenkungswinkeln induziert worden sind.

Aber auch andere Probleme liessen sich mit meinen Methoden erfolgreich in Angriff nehmen, so zunächst die wichtige Frage nach

der Zeit, während deren der geotropische Reiz auf eine Pflanze einwirken muss, bis er perzipiert wird. Darüber weiss man bisher sehr wenig. Meine neue Methode der Klinostatendrehung ermöglicht es, in sehr einfacher Weise einen Einblick in diese Perceptionszeit zu gewinnen. Man braucht nur zwei Stellungen, die sich durch die Grösse der Erregung unterscheiden, an der schräg gestellten Achse des Klinostaten zu kombinieren und die Rotationsgeschwindigkeit immer weiter zu verkleinern. Ich kombinierte die Stellungen $\pm 0°$ und $-45°$ und erzielte noch bei $^2/_3$ bis 1 Sekunde Umdrehungsgeschwindigkeit nach verhältnismässig kurzer Zeit ausgesprochene geotropische Krümmungen, obwohl sich bei einer solchen Umlaufszeit schon die Zentrifugalkraft geltend machte. Sie wirkte bei meiner Versuchsanordnung der geotropischen Krümmung direkt entgegen. Infolgedessen krümmten sich in den Versuchen mit Keimlingen von *Phaseolus* und *Helianthus* die am weitesten von der Rotationsachse entfernten (4—7 *cm*) Pflanzen später und weniger intensiv geotropisch als die der Achse nahegelegenen, in den entsprechenden Versuchen mit *Vicia Faba* die am weitesten von der Achse entfernten Pflanzen überhaupt nicht mehr geotropisch, sondern im entgegengesetzten Sinne, während bei den übrigen die Wirkungen dieser beiden, auf entgegengesetzten Seiten angreifenden Kräfte sich aufhoben und eine Krümmung unterblieb. Eine weitere Verkleinerung der Umlaufszeit war mir nicht möglich. Ich zweifle aber nach dem Ausfall meiner Versuche nicht daran, dass sich eine Geoperception auch noch bei einer sehr viel schnelleren Rotation der Achse geltend machen wird, wenn auch nicht mehr in einer geotropischen Reaktion, so doch noch in einem hemmenden Einflusse auf den Beginn und den Ablauf der durch die Zentrifugalkraft ausgelösten Krümmung. Jedenfalls ist schon durch die Verkleinerung der Rotationsgeschwindigkeit bis zu $^2/_3$ Sekunden soviel erwiesen, dass der Schwerereiz bei äusserst kurzer Dauer percipiert wird. Während dieser schnellen Drehung der Achse beschreibt die Pflanze einen Kegelmantel. In jeder Stellung, die sie dabei während eines minimalen Bruchteiles einer Sekunde durcheilt, muss sich aber die Schwerewirkung geltend machen; denn die geotropische Krümmung kann, wie ich zeigen werde, nur die Resultante der Perception in allen den zahllosen durcheilten Lagen sein. Diese Versuche hatten aber auch ein zweites Ergebnis: dass nämlich durchaus keine Proportionalität besteht zwischen der geotropischen Reaktionszeit und der Perceptionszeit. Das geht schon daraus hervor, dass ich keinen Unterschied zwischen den Perceptionszeiten bei solchen Pflanzen erkennen konnte, deren Reaktionszeit kurz ist, wie z. B. bei den Keimlingen von *Helianthus*, und solchen, bei denen sie sehr gross ist, wie z. B. bei den Halmen der Gerste.

Die Versuche mit meiner Methode der Klinostatendrehung erlauben auch eine exakte definitive Lösung eines anderen wichtigen Problemes, an dessen Lösung man sich schon seit sehr langer Zeit immer wieder von neuem versucht hat, nämlich der Klinostatenfrage. Ob am Klinostaten eine Geoperception statthat oder nicht, darüber ist viel gestritten worden. Das Verdienst, wiederholt für die Geoperception am Klinostaten, die schon SACHS annahm, eingetreten zu sein, gebührt NOLL. Vielfach wird aber in der Literatur ein anderer Standpunkt eingenommen. Man hat verschiedentlich versucht, eine Geoperception am Klinostaten aus Reaktionen zu erschliessen, die ihre Ursache in der allseitigen Wirkung der Schwere auf die Pflanzen bei der Rotation haben sollen. Doch ist, wie ich zeigen werde, eine exakte Lösung der Klinostatenfrage durch alle diese Beobachtungen, die nicht mit Bestimmtheit auf eine richtende Wirkung der Schwerkraft an diesem Uhrwerke schliessen lassen, nicht möglich. Den Erfolg der bisherigen Bemühungen kann man aus einer Angabe in dem kürzlich erschienenen Lehrbuche der Pflanzenphysiologie von JOST beurteilen, in dem es bezüglich des Klinostaten heisst (S. 541): „Ob .... die Pflanzen überhaupt nicht geotropisch gereizt werden, oder ob nur die einzelnen Reize sich gegenseitig aufheben, das wissen wir noch nicht.“ Meine Versuche lassen keinen Zweifel darüber, dass die orthotropen Pflanzen selbst bei sehr schneller und gleichmässiger Rotation auf dem Klinostaten geotropisch gereizt werden können. Diese Tatsache geht übrigens auch schon aus Versuchen von DUTROCHET hervor, die freilich in neuerer Zeit gänzlich unbeachtet geblieben sind.

Weiterhin habe ich versucht, unsere Einsicht in die Grösse der geotropischen Empfindlichkeit nach manchen Richtungen zu erweitern Ausser der Perceptionszeit, der „Zeitschwelle“ des Schwerereizes, und ausser der minimalen Intensität des Reizanlasses, die eben noch eine bemerkbare Empfindung auslöst, der Reizschwelle — über sie hat CZAPEK Angaben gemacht — ist zur Charakterisierung der Empfindlichkeit auch die Kenntnis der Unterschiedsschwellen erforderlich. Man hat bisher für die Reizerscheinungen immer nur die Unterschiedsschwelle für die Intensität der Reize bestimmt, aber nicht berücksichtigt, dass es für sehr viele Reizvorgänge, so z. B. für die tropistischen Vorgänge, nicht nur eine Unterschiedsschwelle für die Intensität der Reize, sondern auch für die verschiedene Zeitdauer eines Reizes von bestimmter Intensität bei ein und demselben Ablenkungswinkel aus der Ruhelage gibt: die „zeitliche Unterschiedsschwelle“, ebenso auch für die verschiedenen Winkel, unter denen der Reizanlass einwirkt: die „Richtungs-Unterschiedsschwelle“. Beide Schwellen waren nun einer experimentellen Behandlung mittels meiner Methoden zugänglich. Die Unterschiedsschwelle für verschiedene

Stellungen erwies sich als sehr klein. Sie ist unabhängig von der Rotationsgeschwindigkeit des Klinostaten, also von der Zeitdauer der Einzelreizungen, dagegen verschieden für verschiedene Ablenkungswinkel, und zwar in der Weise, dass sie kleiner ist für solche Winkel, die von der Horizontalen um einen kleinen Betrag abweichen, als für die, die wenig von der normalen Ruhelage verschieden sind. Sie hat bei den Epikotylen von *Vicia Faba* etwa folgende Werte:

	in Graden angegeben um weniger als					
Damit eine geotropische Krümmung eintritt, müssen die kombinierten Stellungen differieren um etwa	10	6	4	2	1	0,5
wenn die Stellungen von der Horizontalen abweichen, um etwa	0–5	8	15	35	50	85.

Ob für diese Unterschiedsschwelle das WEBER-FECHNER'sche Gesetz gültig ist, lässt sich vorläufig nicht entscheiden. Dagegen hat dieses Gesetz Gültigkeit für die zeitliche Unterschiedsschwelle. Das Verhältnis dieser Schwelle zur Expositionszeit ist nämlich bei ein und demselben Ablenkungswinkel durchaus konstant. Es beträgt bei *Vicia Faba* etwa 4 : 100, wenigstens für solche Expositionszeiten, deren Dauer kleiner als 780 Sekunden ist. Diese Konstante gilt nur für die optimale Reizlage; mit der Variation der Winkel ändert sich auch die Grösse der Konstanten. Da sie sich aber, wie gesagt, mit der Grösse der Reizzeiten nicht ändert, so muss z. B. die Erregung, die bei einer Expositionszeit von 26 Sekunden erfolgt, schon einen ganz anderen Wert haben als bei einer solchen von 25 Sekunden und die bei 5 Sekunden erfolgende einen anderen als bei $4^8/_{10}$ Sekunden. Es genügen also noch Bruchteile von Sekunden, um den Erregungen eine verschiedene Grösse zu geben.

Die bisher mitgeteilten Beobachtungen lehren, dass der Schwerereiz schon bei minimaler Zeitdauer seiner Einwirkung und bei äusserst geringer Ablenkung aus der Ruhelage eine Erregung hervorruft und dass diese geotropischen Erregungen ausserordentlich fein auf die Grösse der Ablenkungswinkel und auf die Zeitdauer der Schwerewirkung abgestimmt sind. Sofern es erlaubt ist, meine Beobachtungen zu verallgemeinern, woran zu zweifeln ein Grund nicht vorliegt, so ist daraus aber zu folgern, dass schon jeder geringste Windstoss, der auch nur für einen kurzen Augenblick eine Pflanze um einen halben bis einen Grad aus der normalen Ruhelage ablenkt, den geotropischen Reizzustand verändert und dass also die meisten Pflanzenorgane fortgesetzten Änderungen ihres geotropischen Reizzustandes unterworfen sind. Alles spricht dafür, dass diese hohe Empfindlichkeit, wie die Empfindlichkeit überhaupt, eine Grundeigenschaft des Plasmas ist. Es wäre für die Pflanze nicht zweckmässig, wenn sie auf jede dieser geringen Änderungen des Reizzustandes, wie sie durch einen Wind-

stoss bedingt sein können, mit einer Krümmung antworten würde. Es ist also wohl zu verstehen, dass an einer Pflanze eine geotropische Krümmung erst nach einer gewissen Dauer der Einwirkung des Reizanlasses, der sogenannten Präsentationszeit, und bei kürzerer Dauer der Reizungen erst dann eintritt, wenn für eine genügend oftmalige Wiederholung derselben gesorgt wird.

Da aber eine tiefere Einsicht in diese Fragen noch fehlte, so habe ich auch die geotropische Wirkung der intermittierenden Reizung näher untersucht. Ich habe dabei gefunden, dass eine solche Reizung im Gegensatze zu der entsprechenden heliotropischen, die WIESNER untersucht hat, eine verhältnismässig geringere geotropische Wirkung hat als die kontinuierliche Reizung. Das zeigt sich nicht nur in der geringeren Intensität der schliesslich erzielten geotropischen Krümmung, sondern auch in der Grösse der Präsentationszeit. Keinen irgendwie bemerkbaren Einfluss auf den Erfolg der intermittierenden Reizung hat die Dauer und die Zahl der Einzelimpulse. Für den Effekt kommt es, falls die Ruhepausen nicht zu lange währen, im wesentlichen auf die Summe der Zeit an, während deren der Reizanlass wirksam ist. Demnach wird die Krümmung annähernd gleich gross, wenn man bei gleicher Dauer der Ruhezeiten und der Reizzeiten doppelt so lange intermittierend wie kontinuierlich reizt, weil der Reizanlass in beiden Versuchen die gleiche Zeit einwirkt. Das gleiche zeigt auch die Präsentationszeit bei intermittierender Reizung. Ich verstehe darunter diejenige Zeitsumme der Einzelreizungen, bei der gerade noch eine geotropische Krümmung als Nachwirkung eintritt. Diese Zeit ist im übrigen niemals kleiner als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung. Ich habe auch untersucht, welchen Einfluss es auf die Präsentationszeit bei intermittierender Reizung hat, wenn man die Ruhepausen wesentlich länger dauern lässt als die Reizzeiten. Bei den Keimpflanzen von *Vicia*, *Phaseolus* und *Helianthus* erhielt ich das überraschende Resultat, dass die Krümmungen auch noch in denjenigen Versuchen, in denen die Reizdauer sich zur Ruhezeit verhält wie 1 : 5, annähernd mit gleicher Schnelligkeit eintreten wie bei kontinuierlicher Reizung und dass die Präsentationszeiten fast gleich sind. Nimmt das Verhältnis der Ruhepausen zu den Reizzeiten dagegen weiter zu ungunsten der Expositionszeiten ab, so treten die Krümmungen allmählich später und später ein, während die Präsentationszeiten, wie aus den folgenden Zahlen für *Vicia* zu ersehen ist, nur langsam zunehmen.

	bei kontinuierlicher Reizung	bei intermittierender Reizung		
		1 : 5	1 : 7	1 : 11
Präsentationszeit	6—7 Min.	6—7	7—8	12—15 Min.

Aus meinen Beobachtungen geht also hervor, dass sich die geotropische Wirkung der intermittierenden Reizung nicht erst nach

längerer Dauer der Reizung äussert. Auch kann man aus den mitgeteilten Tatsachen den Schluss ziehen, dass der Reaktionsvorgang bei intermittierender oder kontinuierlicher Einwirkung des Reizanlasses in seinen ersten Anfängen nicht erst dann ausgelöst wird, wenn der Reiz eine gewisse Zeit, nämlich die Präsentationszeit, eingewirkt hat, sondern dass die auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge schon durch eine Reizung von weit kürzerer Dauer als die Präsentationszeit eingeleitet werden. Daraus aber wieder kann man ersehen, dass die Präsentationszeit nicht als diejenige Zeit definiert werden darf, die zur Wahrnehmung des Reizes oder zur Auslösung des Reaktionsvorganges mindestens erforderlich ist.

Mit Hilfe der mitgeteilten Tatsachen war nun auch das Problem der geotropischen Reaktionszeit bei der intermittierenden Reizung einer Lösung zugänglich. Es handelt sich bei demselben hauptsächlich darum festzustellen, in welcher Weise die Reaktionszeit abhängig ist von der Dauer der Einzelreizungen, von der Gesamtdauer der Impulse und von der Dauer der Ruhezeiten. Fast ohne Einfluss auf sie ist nach meinen Erfahrungen die Dauer der Einzelimpulse: so lange sich die Ruhepausen verhalten wie 5 : 1, tritt, wenigstens bei den Keimpflanzen von *Vicia*, *Phaseolus* und *Helianthus*, die Reaktion bei der intermittierenden Reizung annähernd ebenso frühzeitig ein wie bei entsprechend langer kontinuierlicher Reizung. Verschiebt sich das Verhältnis der Ruhezeiten zu den Reizzeiten weiter zu ungunsten der letzteren, so ist die Reaktionszeit länger als bei der kontinuierlichen Reizung.

Schon aus dieser Verspätung der Reaktionszeit ist ersichtlich, dass die geotropischen Erregungen nach einiger Zeit wieder ausklingen. Es gibt zurzeit kein Mittel festzustellen, welche Zeit dieses Ausklingen in Anspruch nimmt. Diese Frage lässt sich, wie ich zeigen werde, nicht beantworten aus der autotropischen Ausgleichbewegung, ebenso wenig aus der Dauer der Befähigung, eine geotropische Nachkrümmung auszuführen, oder aus den Zeitintervallen, mit denen Einzelreizungen von kürzerer Dauer als die Präsentationszeit aufeinanderfolgen müssen, damit durch Summation gerade noch eine geotropische Krümmung zustande kommt. Die Dauer dieser Zeitintervalle nenne ich die Relaxationszeit. Ebensowenig wie einer jener Schlüsse wäre nach meinen Befunden ein solcher aus der Intensität der Krümmungen auf die Grösse der Erregung berechtigt. Wie es eine Reizhöhe gibt, so gibt es auch eine Reaktionshöhe und eine Erregungshöhe. Und Erregungshöhe und Reaktionshöhe entsprechen einander ebensowenig wie Abklingen der Erregung und Abklingen der Reaktion. Wenn also auch aus der Relaxationszeit vorläufig für das Abklingen der Erregung nichts zu entnehmen ist, so ist ihre Ermittlung doch für diese und andere Fragen sehr wichtig. Bei *Phaseolus*, *Vicia* und

Helianthus tritt noch eine, freilich sehr schwache Krümmung ein, wenn sich die Dauer der Einzelimpulse zu den Ruhezeiten wie 1:11 verhält. Dieses Verhältnis der Relaxationszeit zur Reizzeit bleibt bei jeder beliebigen Dauer der Einzelexpositionen unverändert. Es ist nun bemerkenswert, dass es nach meinen Beobachtungen mit grosser Annäherung das gleiche ist, wie das zwischen der Reizzeit und der autotropischen Ausgleichszeit einer Krümmung, die durch eine kontinuierliche Reizung von der Dauer der Präsentationszeit ausgelöst wird. Diese Tatsache scheint den Schluss zu erlauben, dass die Relaxationszeit nichts anderes angibt wie die Zeit, welche die durch eine Reizung von etwas kürzerer als Präsentationsdauer ausgelösten, unsichtbaren, reaktiven Vorgänge brauchen, um durch „Autotropismus" ausgelöscht zu werden.

Durch diese und einige andere Beobachtungen fällt, glaube ich, auch ein Licht auf die Bedeutung der Präsentationszeit. Auch die Präsentationszeit steht zu der Reaktionszeit ebenso wie auch zur Relaxationszeit in einem ganz bestimmten Verhältnis. Daraus scheint mir aber hervorzugehen, dass sie nicht oder wenigstens nicht in erster Linie abhängig ist von dem Perceptionsvermögen, wie man vielfach angenommen hat, sondern von dem Ausklingen der reaktiven Vorgänge und von der Reaktionszeit. Deshalb wird auch durch solche Einflüsse, welche die Reaktionszeit verkürzen, die Präsentationszeit verkleinert.

Bei vielen meiner Versuche, in denen eine geotropische Krümmung nach kurzer Zeit eintrat, konnte ich eine Ansammlung der Stärkekörnchen auf einer der seitlichen Hautschichten nicht beobachten. Die Statolithenhypothese wird durch sie also nicht gestützt, wenigstens nicht in der Fassung, die ihr neuerdings HABERLANDT gegeben hat. Ob die Druckrichtung der Körnchen für die Geoperception massgebend ist, lässt sich freilich mit meinen Versuchen nicht entscheiden; immerhin scheint mir aber aus ihnen soviel hervorzugehen, dass die leichte Beweglichkeit der Stärkekörner und ihre Ansammlung an den Wänden der Zellen mit der Schwereperception und mit der Einleitung der Krümmung nichts zu tun hat. Ich werde darauf in meiner ausführlichen Arbeit näher eingehen.

Bei allen meinen Versuchen wurden die Aussenbedingungen möglichst konstant gehalten. Eine weitere Aufgabe würde darin bestehen zu untersuchen, welchen Einfluss die Änderung der Aussenbedingungen auf den Ablauf der Versuche hat. Auch dafür werden sich wohl meine Methoden als brauchbar erweisen, ebenso auch für eine nähere Untersuchung des geotropischen Verhaltens der dorsiventralen Organe. Ich hoffe, diesen Aufgaben später meine Aufmerksamkeit zuwenden zu können.

Tübingen, Botanisches Institut.

3 0112 072857227